

DIE MIKROSKOPISCHE STRUKTUR DES GGL. CILIARE DER FRÖSCHE

Von
A. STAMMER

Institut für allgemeine Zoologie und Biologie der József Attila Universität Szeged, Ungarn
(Eingegangen am 10. Febr 1965)

GAUPP (4) gibt in seinem Handbuch bei der Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der Frösche eine genaue Darstellung der anatomischen Lokalisation und der Nervenverbindungen des *Ggl. ciliare*, die auch durch Abbildungen unterstützt ist. Dies zu betonen ist wichtig, weil MCKIBBEN (8) im *Necturus*, FISCHER und PLESSEN-RABINOWICZ (10) bei Salamandern und NORRIS (9) im *Amphiuma* dieses eigentümliche Ganglion nicht auffinden konnten. COGHILL (3) erwähnt zuerst beim Auge des *Amblystoma* ein kleines akzidentelles, wahrscheinlich nicht funktionierendes Ganglion. Demnach kann das in der Gruppe der Amphibien bei den Fröschen schon in jeder Art anzutreffende ciliare Ganglion als in der Phylogenese zuerst erschienen betrachtet werden, wird doch die selbständige Existenz des *Ggl. ciliare* bei Fischen von den meisten Forschern ebenfalls geleugnet (5). In Kenntnis der widersprechenden Angaben bzgl. der Struktur des *Ggl. ciliare* schienen Untersuchungen zur näheren Erkenntnis des Baues dieses auf der niedrigsten Entwicklungsstufe stehenden Ganglions angezeigt, und so habe ich Untersuchungen an *Rana ridibunda*- und *esculenta*-Exemplaren mit dem BIEL-SCHOWSKY-ÁBRAHÁM'schen Verfahren unternommen.

Mikroskopische Struktur

Die Zellen des *Ggl. ciliare* bei Fröschen hat als erster SCHWALBE (11) nachgewiesen. Auf Grund des erhaltenen Bildes zählte er das *Ggl. ciliare* den spinalen Ganglien zu und dieser Standpunkt wurde dann — über das Handbuch von SCHNEIDER — in die Fachliteratur aufgenommen. Seit SCHWALBE sind Untersuchungen mit moderneren Färb- oder Imprägnationsverfahren, welche auch die feinere Struktur der Zellen erschliessen könnten oder zur Darstellung der Zellfortsätze bzw. zum Nachweis der Nervenverbindungen geeignet wären, von niemandem vorgenommen worden, so dass mir Vergleichsdaten über die feinere Struktur des Ganglions nicht zur Verfügung standen. Meine Befunde bzgl. der Zellen, des Fasersystems und der Synapsenformen des Ganglions sind folgende (Abb. 1.)

Zellen

Die Zellen haben annähernd gleiche Gestalt und eine Grösse von durchschnittlich 26 μ . Die meisten sind unipolare Gebilde, doch finden sich bisweilen auch Zellen mit zwei, drei oder vier Fortsätzen. In der Regel ist nur von der

Zellform auf die Multipolarität zu schliessen. In den Zellen sind sämtliche Zellbestandteile auffindbar. Das Plasma ist stets mässig granuliert, die Nissl-Substanz erscheint an den Zellrändern. Die Mitochondrien, Körnchen oder Stäbchen, sind schwer von der Golgi-Substanz zu trennen. Der Kern liegt annähernd zentral und misst 7–10 μ . In den birnenförmigen — und stets unipolar erscheinenden — Zellen nimmt der Kern immer an der Basis Platz. Die perizellulären Gliakerne haben verschiedene Grösse und meistens eine Länge von 3–9 μ . Die Zellen sind von den peripherischen Gliaelementen eng umgeben.

Fasersystem

Das Ggl. ciliare verfügt über ein reichhaltiges Fasersystem, welches vom *Ramus inferior* des *Nervus oculomotorius* seinen Ausgang nimmt. Die von allen anderen Ganglien unterschiedliche Struktur des Ggl. ciliare des Frosches ist durch seine eigenartigen Nervenverbindungen bedingt. Es ist fest in den *Ramus inferior* des *Nervus oculomotorius* eingebaut. Ein Teil seiner Zellen sitzt zwischen den *Oculomotorius*-Fasern und nur eine grössere Zellgruppe hängt vom *Ramus inferior* des *N. oculomotorius* herunter, sozusagen eine Verbindung zu den postganglionären Nerven sichernd (Abb. 1).

Vom unteren Ast des *N. oculomotorius* tritt nur der kleinere Teil der Fasern in das Ganglion ein, der grössere Teil tritt an die Augenmuskeln heran. Es zeigt sich, dass das Ganglion und die Augenmuskeln qualitativ vollkommen gleiche Nervenfasern erhalten. Wie auch die Abbildung zeigt, ist der *Ramus inferior* des *N. oculomotorius* aus zahlreichen dunkel gefärbten und zwischen diesen verlaufenden dünnen Fasern aufgebaut (Abb. 1, d, e). Die dicken Fasern werden im Ganglion und in den Augenmuskeln gleichermassen infolge ihrer Verzweigungen immer feiner, so dass zwischen den in der Gangliensubstanz befindlichen und den an der Innervation der Augenmuskeln beteiligten Endfasern schon kein Unterschied mehr besteht. Durchziehende Stämme werden in den Ciliarganglien überhaupt nicht sichtbar, und auch von entschieden geformten postganglionären Fasern kann keine Rede sein. Von Ggl. ciliare strahlen in die Retraktormuskeln — und von hier in die episklerale Schicht — sehr zahlreiche dünne Nerven aus, dort das allein für Frösche charakteristische, reiche episklerale Nervennetz bildend (12).

Synapsen

Die vom ganglionären Nervenfasergeflecht zu den Zellen ziehenden präganglionären Fasern haben stets geschlängelten Verlauf. Die Endfasern formen auf der Zelloberfläche perizelluläre Körbchen. Mitunter kann eine präganglionäre Faser mit mehreren Zellen in Verbindung treten, und zwar so, dass sie auf einer Zelle eine Spirale formt und dann — weiterziehend — auf einer anderen die wirkliche Endigung bildet. Die präganglionären Fasern sind bei der Bildung des perizellulären Geflechtes gewöhnlich schon sehr dünn, haften fest an der Zelloberfläche und machen im Schnitt gewöhnlich den Eindruck durchschnittener Spiralschlingen. Sehr umfangreiche Perizellularapparate erscheinen an sämtlichen ciliaren Zellen.

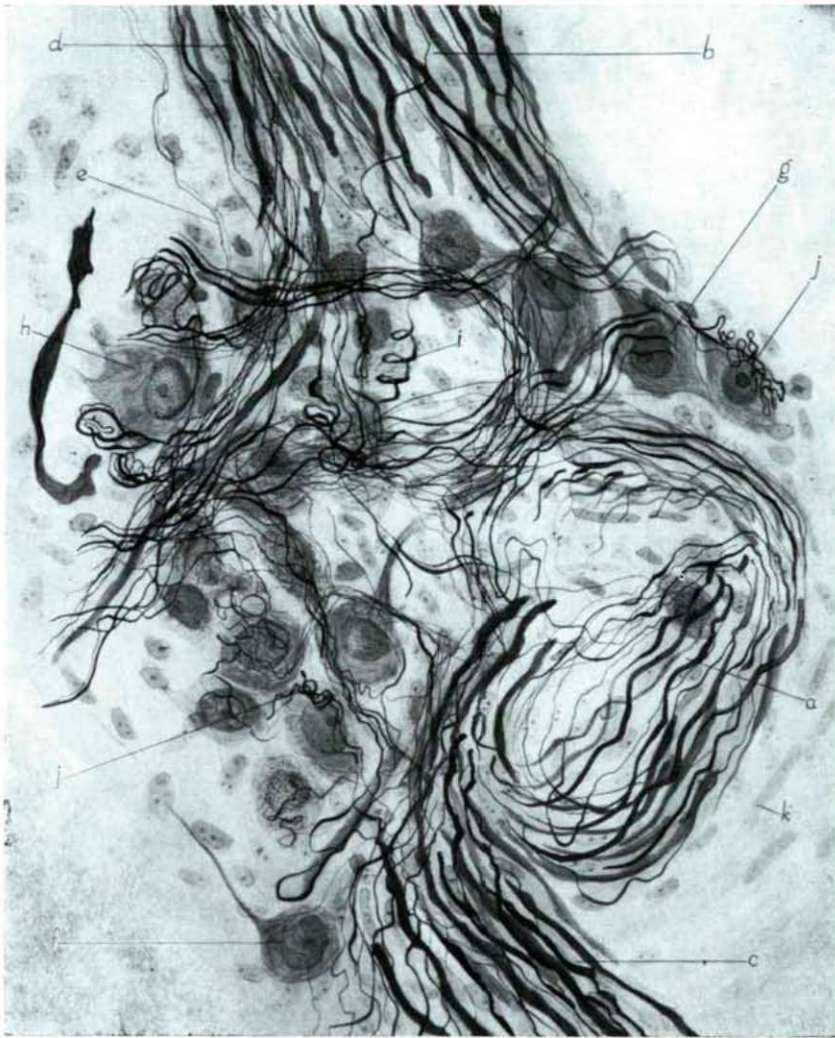


Abb. 1. *Rana ridibunda*: Struktur des Ganglion ciliare. a- Nervus oculomotorius, b- ramus superior III, c- ramus inferior III, d- dicke Nervenfaser, e- dünne Nervenfaser f- unipolare Zelle, g-bipolare Zelle, h- multipolare Zelle, i- Faserspiral, j- Synapse, k- Bindegewebskern. BIELSCHOWSKY-ÄBRAHÄMSCHES Verfahren. Vergr. 400 \times . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Zugehörigkeit des Ganglions

Wir haben versucht, die Zugehörigkeit des *Ggl. ciliare* der Frösche auf Grund der Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten zu entscheiden, indem wir Vergleiche mit anderen Ganglien innerhalb der Art, bzw. mit dem *Ggl. ciliare* anderer Wirbeltiere anstellten. Dies war nicht schwer, da in unserem Institut schon seit Jahren Studien zur Erkenntnis des zentralen und peripherischen Nervensystems der Frösche im Gange sind (1, 6, 7, 13).

Das Verhältnis zwischen *Ggl. ciliare* und *Ggl. Spinale*

Die vergleichenden Untersuchungen haben feststellen lassen, dass die Behauptungen SCHWALBES bzgl. des *Ggl. ciliare* des Frosches nicht stichhaltig sind. Die aus beiden Ganglienarten auf die gleiche Weise hergestellten Schnitte weichen wesentlich voneinander ab. Im Bau des *Ggl. ciliare* fehlt die für die Spinalganglien charakteristische T-förmige Teilung des unipolaren Fortsatzes. Es wird die färberische Unterschiedlichkeit der Zellen vermisst, welche für die spinalen Ganglien im allgemeinen typisch ist. Auch die Fasern des Ganglions lassen weitgehende Unterschiede erkennen. Die Nervenverbindungen, die deutlich zutagetreten, beweisen ebenfalls, dass es sich zwar auch im *Ggl. ciliare* um unipolare Zellfortsätze handelt, doch sind diese nicht zentripetal gerichtet und nicht sensorischer Art, sondern stehen mit der Nervenversorgung der inneren Augenmuskeln in Verbindung. Ein weiterer Unterschied ist, dass die Zellen der Spinalganglien grösser sind als die des *Ggl. ciliare* (Tafel I, Abb. 1 und 2).

Die Beziehungen zwischen *Ggl. ciliare* und *Ggl. prooticum*

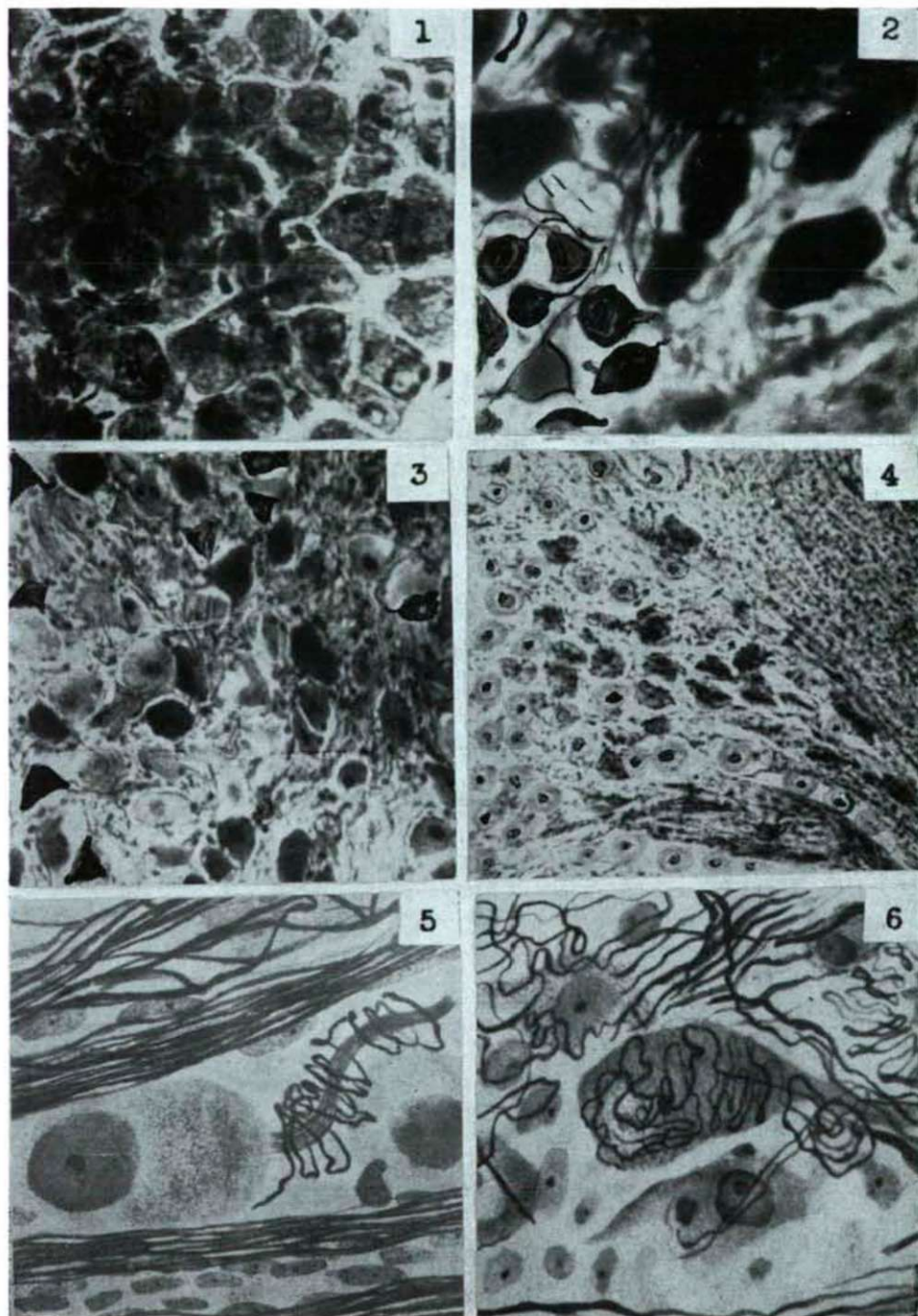
Vergleichsweise wurden auch Schnitte aus dem *Ggl. prooticum* hergestellt, welches bei den Froscharten bekanntlich ein gemischtes Ganglion ist. Die Vergleichstellung der beiden Ganglien förderte beachtenswerte Abweichungen zutage. Während die ciliaren Ganglienzellen weder hinsichtlich ihrer Grösse, noch betreffs ihrer Färbung Unterschiede aufweisen, sind diese bei den Zellen des *Ggl. prooticum* typische und ständige Eigenschaften. Nicht nur nach Imprägnationen, sondern auch nach Färbung mit dem GÖMÖRI-BARGMANN-schen Chromhämatoxylin-Phloxin-Verfahren treten diese Unterschiede im *Ggl. prooticum* scharf zutage (Tafel I, Abb. 3 und 4).

Die Beziehungen zwischen *Ggl. ciliare* und vegetativen Ganglien

Die Struktur des *Ggl. ciliare* steht zweifellos zu der paravertebralen Ganglienreihe am nächsten, welche von HORVÁTH (6, 7) an Hand ähnlicher Methoden ebenfalls studiert wurde. Der Bau des *Ggl. ciliare* unterscheidet sich von

Tafel

- | | |
|----------------------------|--|
| 1. <i>Rana ridibunda</i> : | Struktur des <i>Ggl. ciliare</i> . Bielsch. Impr. Method |
| 2. <i>Rana ridibunda</i> : | Struktur des Spinalganglion. Bielsch. Impr. Method |
| 3. <i>Rana ridibunda</i> : | Struktur des <i>Ggl. prooticum</i> . Bielsch. Impr. Method |
| 4. <i>Rana ridibunda</i> : | Struktur des <i>Ggl. prooticum</i> . Chromhäm- Phloxin Färb. |
| 5. <i>Rana ridibunda</i> : | Synapse im sympathischen Ganglion. Bielsch. Impr. Method |
| 6. <i>Rana ridibunda</i> : | Synapse im <i>Ggl. ciliare</i> . Bielsch. Impr. Method |



dem der paravertebralen Ganglien vor allem in der lockeren Anordnung und der etwas grösseren Form der Zellen, und besonders auf Grund ihrer Synapsenformen. Obzwar die Zellform und der unipolare Charakter übereinstimmen, wurde doch in den paravertebralen Ganglien nie ein so reiches Geflechsystem beobachtet, wie es im *Ggl. ciliare* in Erscheinung tritt. Während für die paravertebralen Ganglien in Anbetracht ihrer Lage und Struktur das System der durchziehenden Stämme — gewöhnlich in Gestalt zweier Seitenstränge und eines mittleren Stranges — charakteristisch ist, fehlen diese im *Ggl. ciliare* vollkommen. Ein Unterschied ist auch, dass in den Paravertebralganglien die das Synapsensystem bildende Endfaser an jeder Zelle nahezu gleichförmig, in Gestalt einer am Fortsatz-tragenden Pol der Zelle erscheinenden Endspirale auftritt, während die Synapsen der ciliaren Ganglienzellen nicht gleichförmig und weitaus komplizierter gebaut sind (Tafel I, Abb 5 und 6). Den für die ciliaren Ganglienzellen typischen, auf die ganze Zelloberfläche ausgebreiteten perizellulären Apparat haben wir nur in der Harnblase des Frosches angetroffen (13). Ähnliche Endigungen hat ÁBRAHÁM (1) auch aus den Herzganglienzellen des Frosches mitgeteilt. Die beiden letzteren Lokalisationen sind beachtenswert, weil bei beiden die präganglionären Fasern dem parasympathischen *Vagus* angehören. Hier sei bemerkt, dass bei den Zellen der Harnblasen- und Herzganglien der „polare Kegel“ — die Anreicherung der Gliakerne um die Fortsätze — ebenso fehlt, wie bei den ciliaren Ganglienzellen, wogegen dieses Gebilde in den paravertebralen Ganglien der Frösche stets zu beobachten ist.

Die Beziehungen des *Ggl. ciliare* der Frösche und anderer Wirbeltiere

Das *Ggl. ciliare* der Frösche ist auf Grund seiner Zugehörigkeit zum *N. oculomotorius* und seiner postganglionären Nervenverbindungen den ciliären Ganglien der höheren Wirbeltiere vollkommen analog, weist aber in seiner mikroskopischen Struktur keinerlei Ähnlichkeit mit dem *Ggl. ciliare* anderer Vertebraten auf. Unsere früheren Untersuchungen erstreckten sich auf Reptilien, Vögel und die verschiedensten Säugetierarten (2, 14, 15), doch kann von keinem einzigen ciliaren Ganglion gesagt werden, dass es strukturell jenem der Frösche ähnlich wäre. Hinsichtlich der Nervenzellen steht es den Ganglien der Sauropsiden an nächsten — gleichsam den Weg der Phylogenese bekräftigend —, doch ist die Abweichung der Nervenverbindungen und der Synapsenformen eine so hochgradige, dass eine nähere Ähnlichkeit anzunehmen vollkommen unmöglich ist.

Zusammenfassung

Versilberungsuntersuchungen am *Ggl. ciliare* nach dem BIELSCHOWSKY-ÁBRAHÁM'schen Verfahren haben zu folgenden Feststellungen geführt:

1. Das *Ggl. ciliare* stimmt auf Grund seiner Zugehörigkeit zum *N. oculomotorius* und der auf jeder Ganglienzelle anzutreffenden präganglionären Faserendigung mit den ciliaren Ganglien der höheren Wirbeltiere, Reptilien, Vögel und Säuglinge überein.

2. In seinem mikroskopischen Bau unterscheidet es sich von dem *Ggl. ciliare* höherer Tierarten und auch von den cerebrospinalen oder vegetativen Ganglien innerhalb der eigenen Art.

3. Seine Zellen stehen denen der Paravertebralganglien der Frösche, und seine Synapsen den Endigungen der in der Herz- und Harnblasenwand befindlichen Zellen der Vagusfasern am nächsten.

4. Die Zellen des *Ggl. ciliare* weisen weder Größen-, noch färberische Unterschiede auf, so mit kann es kein gemischtes Ganglion sein.

5. Seine eigentümlich-alleinstehende Struktur erklärt sich aus dem niedrigeren Entwicklungsgrade und der Tatsache, dass es das einzige Ganglion ist, welches dem parasympathischen System des *Nervus oculomotorius* angehört.

Schrifttum

1. ÁBRAHÁM, A.: Die mikroskopische Innervation des Herzens der Amphibien. Acta Biol. Univ. Szeged. 7. 1961.
2. ÁBRAHÁM, A.: STAMMER, A.: A madarak szemmozgató izmainak beidegzése tekintettel a ganglion ciliare szerkezetére. Állattani Közl. 44. 1954.
3. COGHILL, G. E.: The cranial nerves of *Amblystoma tigrinum*. J. comp. Neurol. 12. 1902.
4. GAUPP, E.: Anatomie des Frosches. II. F. Vieweg. Braunschweig. 1899.
5. HALLER v. HALLERSTEIN, V.: Zerebrospinales Nervensystem. In BOLK's Hb. vergl. Anat. Wirbeltiere. II/1. Urban-Schwarzenberg. Berlin—Wien. 1934.
6. HORVÁTH, I.: Histologische Untersuchungen an der paravertebralen Ganglien von *Rana ridibunda*. Acta Biol. Univ. Szeged. 8. 1962.
7. HORVÁTH, I.: Untersuchungen an der paravertebralen Ganglien von *Rana ridibunda*. Acta Biol. Univ. Szeged. 9. 1963.
8. McKIBBEN P. S.: The eye-muscle nerves in *Necturus*. J. comp. Neurol. 23. 1913.
9. NORRIS, H. W.: The cranial nerves of *Amphiuma means*. J. comp. Neurol. 18. 1908.
10. PLESSSEN, I.: RABINOWICZ, I.: Die Kopfnerven von *Salamandra maculata*. Univ. München. 1891.
11. SCHWALBE, G.: Das Ganglion oculomotorii. Jen. Zschr. 13. 1879.
12. STAMMER, A.: Adatok a békák (*Anura*) inhártyájának mikroszkopikus beidegzéséhez. Tanárképző Főisk. Tud. Közl. 1963.
13. STAMMER, A.: The microscopic innervation of the urinary bladder in lower vertebrates. Acta Biol. Univ. Szeged. 9. 1963.
14. STAMMER, A.: Comparative examinations of the structure of the ciliar ganglion. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 5. 1963.
15. STAMMER, A.: Histologische und histochemische Untersuchungen über das Ganglion ciliare der Säugetier. Internat. Conf. Neuromorph. Budapest. 1963.